Труды Зоологического института РАН
Том 320, № 3, 2016, с. 250–261

УДК 574.5 (620)

ИЗМЕНЕНИЯ ЭКОСИСТЕМЫ ЕГИПЕТСКОГО СОЛЕНОГО ОЗЕРА КАРУН В XX–XXI ВЕКАХ (КРАТКИЙ ОБЗОР)

Е.В. Ануфриева[1]*, Г.М. Ель-Шабрави[2] и Н.В. Шадрин[1]

[1]*Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского Российской академии наук, 299011 пр. Нахимова, 2, Севастополь, Россия; e-mail: lena_anufriieva@mail.ru*

[2]*Национальный институт океанографии и рыболовства, 3929900 Александрия, Египет; e-mail: elshabrawy_gamal@yahoo.com*

РЕЗЮМЕ

С начала XX века ускорился рост солености в оз. Карун (Египет). В XX–XXI веках произошли существенные изменения видовой структуры в планктоне и бентосе. Суммируя многолетние данные разных авторов, дается анализ взаимосвязи изменений солености и биоты в этот период. Выделены три этапа биотических изменений. Показано, что изменения солености только до 1928 г. определяли трансформацию биоразнообразия. За счет естественных причин происходило вселение в озеро маргинальных морских (*Cerastoderma glaucum* и др.) и галотолерантных озерных видов (*Arctodiaptomus salinus*, *Moina salina* и др.), уменьшение разнообразия и численности пресноводных форм. Из-за роста солености в озере стали исчезать отдельные виды рыб и к 1920 г. осталось только два вида. Вылов рыбы резко упал, повлияв на уровень жизни местного населения на берегах озера. Чтобы улучшить ситуацию, в 1928 г. начали вселять морских рыб и ракообразных. Не все из них стали успешно размножаться и поэтому ежегодно из моря в озеро транспортируются мальки нескольких видов рыб. Второй этап изменения биоты в озере начался, когда массовое направленное и случайное вселение морских гидробионтов людьми стало основной причиной преобразования видовой структуры сообщества озера. Поток морских видов усилился, галотолерантные озерные виды (*Arctodiaptomus salinus*, *Moina salina* и др.) исчезли, сформировалось морское сообщество. В 1950–1970 гг. интенсивная эвтрофикация озера наряду с антропогенной интродукцией чужеродных видов стали движущими силами изменений экосистемы озера. Новые виды продолжали появляться, но суммарная численность бентоса снизилась, средний размер животных уменьшился. Сделан прогноз, что в ближайшие десятилетия основными причинами изменений структуры сообщества будут эвтрофирование, загрязнение и виды-вселенцы, прежде всего гребневик *Mnemiopsis leidyi*, вселившийся в озеро в 2014 г.

Ключевые слова: Египет, соленые озера, долговременные изменения, виды-вселенцы, эвтрофирование

ECOSYSTEM CHANGES IN THE EGYPTIAN SALINE LAKE QARUN DURING THE XX–XXI CENTURIES (SHORT REVIEW)

E.V. Anufriieva[1]*, G.M. El-Shabrawy[2] and N.V. Shadrin[1]

[1]*Kovalevsky Institute of Marine Biological Research Russian Academy of Sciences, 299011 Nakhimov ave., 2, Sevastopol, Russia; e-mail: lena_anufriieva@mail.ru*

[2]*National Institute of Oceanography and Fisheries, 3929900 Alexandria, Egypt; e-mail: elshabrawy_gamal@yahoo.com*

ABSTRACT

Since beginning of the 20th century the salinity growth in Lake Qarun (Egypt) accelerated. Changes in the specific structure of plankton and benthos have been observed. Three stages of biotic changes may be separated. The salinity

**Автор-корреспондент / Corresponding author*

change determined biodiversity transformation only until 1928. Due to natural causes new species invasions – marginal marine (*Cerastoderma glaucum*, etc.) and halotolerant lacustrine (*Arctodiaptomus salinus*, *Moina salina*, etc.) – occurred, reducing the diversity and abundance of freshwater forms. Because of the growth of salinity the certain species of fish began to disappear in the lake. Catch of fish has fallen sharply, affecting the standard of living of the local population on the shores of the lake. To improve the situation, in 1928, people started to introduce the young marine fishes and crustaceans. Some species of introduced animals began to breed successfully, but not all, so the fry of some species of fish are transported annually from the sea into the lake. The second stage of the biotic transformation in the lake started, when the mass directed and accidental marine aquatic organism introduction by people was the main reason. The flow of marine species increased, halotolerant lacustrine species have disappeared, and the maritime community has formed. In 1950–1970s, intensive eutrophication began; it and alien species anthropogenic introduction have become the driving forces of the ecosystem changes. In the next decades, the main causes of changes in community structure will be eutrophication, pollution and aliens, especially jellyfish *Mnemiopsis leidyi*, invaded the lake in 2014.

Key words: Egypt, saline lakes, long-term change, alien species, eutrophication

ВВЕДЕНИЕ

Озера аккумулируют и отражают все влияния климатических изменений и человеческой деятельности на атмосферу, водосборный бассейн и другие элементы ландшафта, поэтому их изменениям и уделяют много внимания. В последние десятилетия отмечается ускорение изменений озерных экосистем в разных регионах планеты (O'Reilly et al. 2003; Smol et al. 2005; Anneville et al. 2007; Abbaspour et al. 2012; Shadrin and Anufriieva 2013), что обуславливается изменением климата, ростом численности человечества, интенсификацией и диверсификацией природопользования. Проблема прогнозирования изменений водоемов для оптимизации природопользования становится все более актуальной. Для разработки методов прогноза возможных будущих изменений конкретных водоемов необходимо создание эколого-теоретического базиса прогнозирования. Недостаток данных по многолетним изменениям различных озер является узким местом развития экологии долговременных изменений, не позволяет сопоставить роль периодических и непериодических факторов, природных и антропогенных причин. Озеру Карун (Qarun) посвящено множество статей, накоплено большое количество данных (Naguib 1958; Naguib 1961; Abdel-Malek and Ishak 1980; Ishak and Abdel-Malek 1980; El-Shabrawy and Dumont 2009; El-Shabrawy et al. 2015), что позволяет рассматривать данный водоем как удобный модельный объект для анализа взаимосвязи причин и следствий в его многолетней изменчивости.

Оз. Карун (29°30´N, 30°30´E), третье по размерам озеро Египта, расположено в оазисе Эль-Фаюм (Fayum) (Рис. 1), который отделен от долины Нила грядой холмов и песками Ливийской пустыни (El-Shabrawy and Dumont 2009). Уровень озера на 43–43.5 м ниже уровня моря, с востока на запад его длина составляет 40 км, максимальная ширина – 6.7 км, площадь озера – 243 км^2, средний объем воды – 924 млн. м^3, максимальная глубина (8.3 м) – в его северо-западной части (El-Shabrawy and Dumont 2009; Abdel-Satar et al. 2010). Неорошаемые северные берега озера лишены растительности и являются границей Западной пустыни Египта. Озеро не соединено с морем и находится в 320 км от Средиземноморского берега.

Оазис Эль-Фаюм занимает естественную депрессию площадью более 12 тыс. км^2, которая сформировалась около 1.8 млн. лет назад в результате прежде всего ветровой эрозии (Ball 1939). Депрессия окружена песчаными холмами; узкая долина Эль-Лахун (El-Lahun), пересекающая цепь невысоких холмов, на юге соединяет оазис с долиной Нила. Через Эль-Лахун проложен орошающий канал Бахр Юсуф (Bahr Yousef), который был прорыт по приказу фараона Аменемхета IV около 4 тыс. лет назад. Поставляя пресную воду из Нила, канал является основным источником поступления воды в оз. Карун. Канал распадается на множество рукавов, из которых вода идет на орошение более 1 тыс. км^2 сельскохозяйственных земель, на которых выращивают зерновые, хлопок, инжир, виноград, оливу и др. культуры. Через две дренажные системы – Эль-Батс (El-Bats) и Эль-Вади (El-Wadi) – собранные

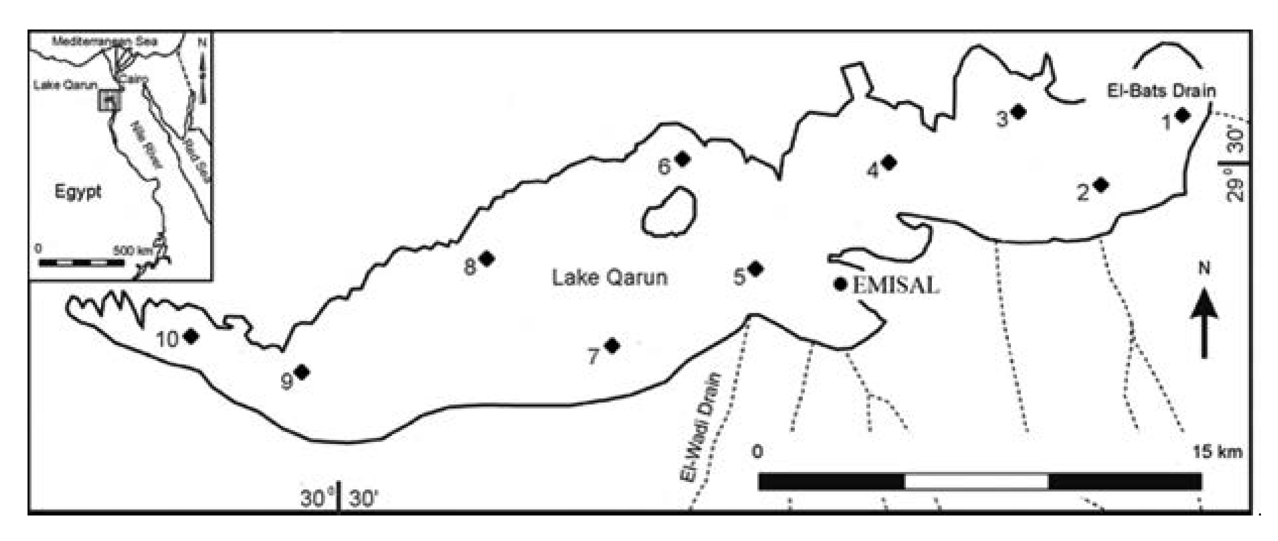


Рис. 1. Озеро Карун. Станции отбора проб в 2006–2013 гг.
Fig. 1. Lake Qarun (Egypt) and sampling stations in 2006–2013.

с этих угодий сточные воды сбрасывают в озеро (Рис. 1). В 1952–1954 гг. годовой объем этого сброса составлял 349.2 млн. м^3 (Naguib 1958), а в 2000 гг. – 400 млн. м^3 (Abdel-Satar et al. 2010).

Археологи считают, что современное оз. Карун является небольшим остатком Меридова озера (Lake Moeris). Геродот, когда посещал Египет (Vвек до н. э.), видел большое Меридово озеро, как он писал, вероятно, искусственное (Brown 1892). В то время озеро имело глубину 75 м, занимало площадь более 2000 км^2 и поддерживалось за счет сезонного поступления воды из Нила (Ball 1939; Shafei 1960). В период Нового царства (1550–1069 гг. до н. э.) канал имел 5 м в глубину и две дамбы, регулировавшие водосток. Он почти пересох во времена Птолемеев (IV–I века до н. э.), но был возобновлен арабами. Множество исследований (Mehringer et al. 1979; Nicoll 2004; Baioumy et al. 2010) показывают, что на фоне общего тренда уменьшения уровня озера произошло несколько существенных колебаний уровня на протяжении последних 7 тыс. лет. Первые люди появились в оазисе 8–9.3 тыс. лет назад. В последние 5 тыс. лет колебания уровня озера были обусловлены сложной комбинацией природных и антропогенных причин (Shafei 1960; Mehringer et al. 1979; Nicoll 2004; Flower 2006; Baioumy et al. 2010). В последние два тысячелетия было несколько периодов малой воды (Baioumy et al. 2010): 17 м ниже уровня моря в III веке н. э.; в 1245 г. н. э., когда сирийский эмир Усман аль-Набульси сделал описание оазиса, уровень озера упал до 30 м ниже уровня моря; в 1805–1848 гг., когда Мохаммед Али управлял Египтом, в среднем – 40 м ниже уровня моря; в 1933–1934 гг. – 45–46 м ниже уровня моря.

Оз. Карун – терминальное озеро и расположено в аридной зоне, поэтому падение уровня вело к увеличению солености. Озеро было лишь слегка соленым до 1880-х годов; в начале XX века начался более быстрый рост солености – от 8.5 г/л в 1905 г. до 38 г/л в 1980 г., что обусловлено тремя факторами (El-Shabrawy and Dumont 2009; Baioumy et al. 2010): 1 – увеличение испарения, 2 – рост оттока в грунтовые воды, 3 – увеличение поступления соленых грунтовых вод (Ball 1939; Meshal and Morcos 1984; Flower et al. 2006; Baioumy et al. 2010). Для уменьшения солености в озере в 1986 г. на южном берегу (Рис. 1) была создана компания (the Egyptian Salts and Minerals Company, EMISAL) для извлечения из воды солей и производства из них коммерческих продуктов (EMISAL 1996). Ее активность в настоящее время существенно влияет на баланс солей в озере, который на 2007 г. составлял: 1) 419.56 млн. кг поступления солей со сточными водами через основные дренажные системы, 2) поступление с грунтовыми водами – 70.36 млн. кг, 3) экстракция солей заводом EMISAL – 416 млн. кг (Abd Ellah 2009). Из этого солевого баланса следует, что на тот момент в озере аккумулировалось 70–85 млн кг соли в год, что могло вести к увеличению солености до 0.07 г/л в год (Abd Ellah 2009).

В последнее столетие в озере произошли существенные изменения биоты, которые объясняются многими исследователями ростом солености (Naguib 1958; Abdel-Malek and Ishak 1980; Ishak and Abdel-Malek 1980; Mageed 2005; El-Shabrawy and Dumont 2009), однако существует и иная точка зрения (El-Shabrawy et al. 2015). Собственные данные по изучению многолетних изменений зоопланктона и зообентоса в озере авторы суммировали в статьях (El-Shabrawy et al. 2015; Shadrin et al. 2016). В данной работе мы суммируем основные положения этих двух работ и делаем анализ всего масива многолетних данных разных авторов. Цель работы – оценить роль изменений солености в трансформациях биоты на протяжении XX–XXI веков и дать ответ на вопрос: могут ли в ближайшем будущем изменения солености быть основной причиной новых преобразований биоты в озере?

ИЗМЕНЕНИЯ АБИОТИЧЕСКОЙ СРЕДЫ

Изменение солености в озере

Современное осолонение озера началось примерно в 1550 г., о чем свидетельствует появление фораминифер в кернах донных отложений на глубине 314 см (Abu-Zied et al. 2011). Фораминиферы не могут существовать в совершенно пресной воде, поэтому их появление говорит о том, что вода стала в то время уже соленой. Рост солености шел неравномерно. До середины XIX века соленость, флуктуируя, увеличивалась медленно. Максимумы солености зафиксированы по изучению кернов примерно в 1700 г. и после 1900 г. (Abu-Zied et al. 2011). В XX веке проводился инструментальный мониторинг изменения солености в озере. Регрессионный анализ имеющихся данных (Naguib 1958; Ishak and Abdel-Malek 1980; Meshal and Morcos 1984; Soliman 1991; Sabae and Ali 2004; Abd Ellah 2009; El-Shabrawy and Dumont 2009; Abdel-Satar 2010; El-Shabrawy et al. 2015; Shadrin et al. 2016) показал, что увеличение солености в XX веке (с 1901 г. по 2000 г.) шло с постоянной скоростью и может быть аппроксимировано уравнением ($R = 0.935$, $p = 0.0001$):

$$S = 0.275\,t + 14.07, \quad (1)$$

где S – соленость, г/л; t – количество лет, начиная с 1901 г.

К 2001–2002 гг. в результате значительно возросшей активности компании EMISAL рост солености прекратился. После 2002 г. соленость незначительно флуктуировала без какого-либо позитивного или негативного тренда вокруг средней солености 36.1 г/л (коэффициент вариации – CV = 0.06) (Shadrin et al. 2016). Учитывая, что сейчас компания EMISAL извлекает из озера 535 тыс. т солей и планирует увеличение этого показателя, можно предположить, что ощутимого роста солености в озере в ближайшие годы не будет.

Изменения других характеристик среды

Изменялась в озере не только суммарная концентрация солей, менялись и их пропорции (El-Shabrawy et al. 2015; Shadrin et al. 2016). Например, соотношение SO_4/Cl росло; увеличение после 1995 г. может быть описано уравнением ($R = 0.558$, $p = 0.001$):

$$SO_4/Cl = 0.556\,e^{0.018x}, \quad (2)$$

где x – количество лет, начиная с 1995 г.

Уменьшились концентрация калия и пропорция K/Na, что можно описать ($R = -0.888$, $p = 0.001$):

$$K/Na = 0.105e^{-0.343x}, \quad (3)$$

где x – количество лет, начиная с 1995 г.

Известно, что калий играет важную роль в жизнедеятельности клеток, и отклонение от оптимального соотношения натрия и калия в клетке может негативно влиять на жизненные процессы (Хлебович [Khlebovich] 2015). Однако современный уровень знаний не позволяет нам оценить, как это уменьшение концентрации калия могло повлиять на структуру биоразнообразия в озере.

В озере произошли существенные изменения концентрации биогенных элементов (El-Shabrawy et al. 2015; Shadrin et al. 2016). С 1954 г. по 2013 г. происходил экспоненциальный рост концентрации NO_2 с 0.16 мкг/л и NO_3 с 34.84 мкг/л в 1954–1955 гг. до 18.5–22 мкг/л NO_2 и 122.5–226.5 мкг/л NO_3 в 2011–2013 гг. Концентрация PO_4 достоверно (t-критерий Стьюдента, $p = 0.001$) постепенно нарастала с 0.38 мкг/л в 1954 г. до 94.0 мкг/л в 2003 г., а затем достоверно (t-критерий Стьюдента, $p = 0.001$) постепенно снижалась до 14.2–42.9 мкг/л в 2011–2013 гг. В воде озера также происходило достоверное ($p = 0.001$) постепенное падение концентрации SiO_4 – с 17.7 мг/л в 1954 г. до 2.1 мг/л в 2013 г. Умень-

шилась среднегодовая прозрачность воды – 2.39 м в 1975 г. и 0.85 м в 2009–2013 гг. (El-Shabrawy et al. 2015; Shadrin et al. 2016). Все это указывает на сильную эвтрофикацию водоема, что и не удивительно, если учесть, что в озеро сбрасываются воды из населенных пунктов, производств и после полива сельхозугодий. В прибрежной зоне озера интенсивно развивается аквакультура, что тоже вносит свой вклад в эвтрофирование озера. Глобальное потепление через ряд механизмов, усиливающих процессы вымывания биогенов из почвы, также интенсифицирует процесс эвтрофирования водоемов (Jeppesen et al. 2011). Эвтрофирование привело к тому, что в озере стало обычным (2008–2012 гг.) массовое «цветение» микроводорослей (Abou El-Geit et al. 2013).

В озере нет термальной стратификации водного столба, но существует химическая: дефицит кислорода и наличие сероводорода наблюдаются у дна, начиная с 1954 г. (Naguib 1958, 1961). В последние годы как результат эвтрофирования эти феномены проявляются в озере сильнее и на больших площадях. В этом оз. Карун – не исключение, т.к. распространение и расширение гипоксийных и аноксийных проявлений в озерах в результате антропогенной деятельности является глобальным феноменом (Jenny et al. 2015). Как и в большинстве водоемов мира, в озере также наблюдается существенный рост концентрации разных загрязняющих веществ – тяжелых металлов, пестицидов и др. (Mansour and Sidky 2003; Authman and Abbas 2007).

МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ БИОТЫ

Первые исследования фауны

В XIX веке и первые десятилетия XX века систематических исследований озера не проводили, но отдельные сведения все же имеются. В. Каннингтон и К. Буленжер (Cunnington and Boulenger 1907), посетив озеро в 1907 г., дали первые сведения о его флоре и фауне. В нем найдены 11 видов пресноводных моллюсков и 14 видов пресноводных рыб (Cunnington and Boulenger 1907; Smith 1908). Исследователи также отметили, что многие пресноводные животные, типичные для Нила и его придаточных водоемов, отсутствуют в озере, но в озере уже обитал типичный морской представитель гидроидов – *Cordylophora* (Cunnington and Boulenger 1907). В то время разнообразие пресноводных видов уменьшалось, а маргинальные морские виды уже начали вселяться в солоноватое озеро, заносимые, вероятно, ветром или водными птицами.

Изменения зоопланктона

В 1930 г. зоопланктон в озере состоял в основном из солоноватоводных видов, где доминировали копепода *Arctodiaptomus salinus* (Daday, 1885) и кладоцера *Moina salina* Daday, 1888 (Wimpenny and Titterington 1936). Через 20 лет эти виды перестали встречаться в озере (Naguib 1958). Явилось ли исчезновение этих видов следствием роста солености? Это маловероятно, т.к. оба вида характеризуются высокой галотолерантностью. Оба вида широко распространены в Евразии и Северной Африке. *Moina salina* отмечена в Северной Африке при солености до 225 г/л (Amarouayache et al. 2012). *Arctodiaptomus salinus* в природе встречается при солености от 1 г/л до более 200 г/л (Anufriieva and Shadrin 2014). В 1930 г. в оз. Карун была впервые отмечена морская копепода *Paracartia latisetosa* (Kichagin, 1873), которая вскоре стала одним из доминирующих представителей зоопланктона в нем (Naguib 1958, 1961; El-Shabrawy and Belmonte 2004; Mageed 2005; El-Shabrawy et al. 2015).

В настоящее время зоопланктон в оз. Карун состоит из морских и солоноватоводных видов копепод и коловраток, и список видов не сильно различается в разные годы, хотя и есть небольшой тренд уменьшения общего видового разнообразия (Abdel-Malek and Ishak 1980; El-Shabrawy 2001; Khalifa and El-Shabrawy 2007; El-Shabrawy et al. 2015). В тоже время вселение новых морских видов в озеро продолжается; последним видом-вселенцем был гребневик *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865, впервые массово отмеченный в озере в марте 2014 г. (El-Shabrawy et al. 2015).

На протяжении последних десятилетий суммарная средняя численность зоопланктона изменялась в широких пределах: 30 тыс. экз./м^3 в 1974–1977 гг., 356 тыс. экз./м^3 в 1989 г., 534 тыс. экз./м^3 в 1994–1995 гг., 1209 тыс. экз./м^3 в 2006 г. и 595 тыс. экз./м^3 в 2011 г. (Ahmed 1994; El-Shabrawy and Belmonte 2004; Mageed 2005; Khalifa and El-Shabrawy 2007; El-Shabrawy et al. 2015). Из этих данных видно, что в период с 1974–1977 гг.

по 2006 г. происходило постепенное нарастание суммарной численности зоопланктона, которая затем несколько снизилась к 2011 г. Увеличение численности до 2006 г. статистически достоверно ($R = 0.995$, $p = 0.005$) и может быть описано уравнением, рассчитанным в программе Excel:

$$N = 28.48\, t^{1.014}, \quad (4)$$

где N – средняя суммарная численность (тыс. экз./м^3), t – количество лет, начиная с 1975 г.

Корреляционный анализ показал, что нет зависимости между межгодовыми различиями солености и суммарной численностью зоопланктона. Летом 2011 г. соленость в разных точках озера колебалась в пределах от 16.3 г/л до 38 г/л, а суммарная численность зоопланктона – от 294 тыс. экз./м^3 до 845 тыс. экз./м^3, но никакой корреляции между пространственными изменениями этих двух переменных также не было (El-Shabrawy et al. 2015). На основании этого можно сделать вывод, что соленость не была основным фактором, который определял изменения зоопланктона в 1928–2011 гг.

Изменения зообентоса

Детальных исследований бентоса в начале XX века не проводилось, но известно, что в 1907 г. в озере присутствовали только пресноводные моллюски – 2 вида двустворчатых и 9 брюхоногих (Smith 1908). В то же время в озере обитал морской гидроид, что отмечено выше. Между 1907 и 1927 гг. в озеро попал двустворчатый моллюск *Cerastoderma glaucum* (Bruguiere, 1789) (Gardner 1932; Kowalke 2005). Вероятнее всего, он был занесен птицами, о возможности таких заносов моллюсков писал уже Ч. Дарвин [Darwin] (1991). В 1952–1955 гг. в озере доминировали морские моллюски Bivalvia *C. glaucum* и *Mactra* sp., Gastropoda *Pirenella conica* (Blainville, 1829) (Naguib 1958). В 1974 г. *Mactra* sp. отсутствовала, заменил ее также морской вид *Polititapes aureus* (Gmelin, 1791) (Shadrin et al. 2016).

Из 11 видов моллюсков, отмеченных в озере в 1907 г., в 1974–1977 гг. еще находили 3 вида (*Hydrobia aponensis* Martens, 1855, *Melanoides tuberculata* (O.F. Müller, 1774) и *Cleopatra bulimoides* (Olivier, 1804)); позднее их в озере не отмечали (El-Shabrawy and Dumont 2009; Shadrin et al. 2016). Изменялась структура не только таксоцена моллюсков, но и других групп организмов (Табл. 1). К настоящему времени морскими видами в бентосе также представлены и ракообразные, и полихеты. Вселение морских видов в озеро продолжается; последние отмеченные вселенцы – полихета *Polydora hoplura* Claparede, 1869, моллюски *Tritia cuvierii* (Payraudeau, 1826) и *Monodonta* sp. (Shadrin et al. 2016).

В бентосе менялась не только видовая структура. Используя данные (начиная с 1974 г.) выявили достоверное постепенное убывание среднегодовой суммарной биомассы бентоса от 2140 г/м^2 в 1974–1975 гг. до 33 г/м^2 в 2013 г. (Shadrin et al. 2016). Зависимость аппроксимируется уравнением ($R = -0.969$, $p = 0.0005$):

$$Y = 3322.5\, t^{-1.214}, \quad (5)$$

где Y – сырая биомасса, г (сырой массы)/м^2; t – количество лет, начиная с 1974 г.

Корреляции между среднегодовыми величинами биомассы и солености не выявлено.

Изменялась также размерная структура массовых видов (Shadrin et al. 2016). У ряда видов средняя масса особи (СМ) в популяции имела тенденцию к уменьшению: среднегодовая масса *C. glaucum* колебалась между 0.440 и 0.845 г (средняя 0.694 г, CV = 0.241) в 1989–2000 гг. и между 0.115 и 0.261 г (средняя 0.183 г, CV = 0.316) в 2006–2013 гг. (различия достоверны, t-критерий Стьюдента, $p = 0.001$); СМ у *P. aureus* в 1989–2000 гг. была 0.510 г (CV = 0.464) и 0.189 г (CV = 0.266) в 2006–2013 гг.; СМ у балянуса *Fistulobalanus pallidus* (Darwin, 1854) в 1989–2000 – 0.214 г (CV = 0.492) и в 2006–2013 гг. – 0.082 г (CV = 0.109). У полихеты *Hediste diversicolor* (O.F. Müller, 1776) средний размер особей не изменился. Изменение средних размеров у моллюсков и балянуса мы связываем с укорочением их жизненного цикла вследствие массовой смертности из-за вспышек «цветения» микроводорослей и вызванных ими заморов в период придонных аноксийно-гипоксийных явлений (Shadrin et al. 2016).

ЭТАПЫ И ПРИЧИНЫ ИЗМЕНЕНИЙ БИОТЫ В ОЗЕРЕ

Первый этап (~ с 1550 г. по 1928 г.)

Любое терминальное озеро в аридной или семиаридной зоне будет постепенно осолоняться. То, что в оз. Карун начался рост солености, явля-

Таблица 1. Список обычных видов зообентоса и их вклад (%) в суммарную биомассу макрозообентоса оз. Карун в 1974–2013 гг.

Table 1. Species composition and parts (%) of the different common species in total macrozoobenthos biomass in Lake Qarun (1974–2013).

Виды (Species)	Годы (Years)									
	1974–1977*	1989**	1994**	1995**	1999/2000**	2006***	2008	2011	2012	2013
Coelenterata										
Aiptasiogeton cf. *pellucidus* (Hollard, 1848)	0	1.3	3.4	1.2	1.9	3.0	1.1	1.3	0.2	0.3
Obelia sp.	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Arthropoda										
Brachynotus sexdentatus (Risso, 1827)	0	3.3	2.9	1.5	17.3	1.3	1.4	9.5	15.1	4.2
Fistulobalanus pallidus (Darwin, 1854)	4.8	29.9	44.1	32.5	7.9	7.7	3.4	3.7	2.0	4.6
Gammarus aequicauda (Martynov, 1931)	?	<0.1	<0.1	<0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0
Monocorophium acherusicum (Costa, 1853)	0	1.7	1.0	0.5	0.1	0.1	2.2	0.4	0.6	1.4
Palaemon elegans Rathke, 1837	+	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Platorchestia platensis (Krøyer, 1845)	+	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Sphaeroma serratum (Fabricius, 1787)	+	+	0.4	0.1	0.4	1.0	0.8	0.5	0.6	0
Chironomidae, larvae	?	?	?	<0.1	<0.1	0.3	<0.1	<0.1	1.6	0.1
Annelida										
Ficopomatus enigmaticus (Fauvel, 1923)	0	0	0	0	0	2.4	3.9	4.0	0.9	1.8
Hediste diversicolor (O.F. Müller, 1776)	1	10.7	11.3	3.0	4.9	4.0	5.9	1.7	19.3	7.9
Polydora cornuta Bosc, 1802	0	0	0.4	0.3	0.7	0	0	0	0	0
Polydora hoplura Claparède, 1869	0	0	0	0	0	0.3	0.2	0.1	0.3	0.5
Tubificidae spp.	?	?	<0.1	0.1	0.6	0.1	0.1	0.1	1.0	0.4
Mollusca										
Bulla ampulla Linnaeus, 1758	0	0	0	0	1.6	5.5	7.4	1.1	3.5	3.7
Cerastoderma glaucum (Bruguière, 1789)	69.8	30.7	22	34.7	31.3	41.5	12.2	25.2	30.9	44.6
Cleopatra bulimoides (Olivier, 1804)	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Melanoides tuberculata (O.F. Müller, 1774)	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Monodonta sp.	0	0	0	0	0	0	0	1.1	2.1	0
Tritia cuvierii (Payraudeau, 1826)	0	0	0	0	0	0.1	0	1.3	1.2	2.9
Physella acuta (Draparnaud, 1805)	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polititapes aureus (Gmelin, 1791)	8.0	18.5	10.0	23.0	27.6	28.4	71.4	47.7	20.8	25.6
Pirenella conica (Blainville, 1829)	10.5	?	0.7	1.8	1.4	1.0	8.8	0.6	0.4	0.6
Heleobia aponensis (Martens, 1858)	5.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Semisalsa sp.	0	0	1.5	0.3	0.3	0.1	0.4	2.5	1.2	1.7

Примечание: *Abdel-Malek and Ishak 1980; **El-Shabrawy and Dumont 2009; ***El-Shabrawy and Khalifa 2007; ? – данные отсутствуют /data are absent.

ется процессом естественным и закономерным. По достижении определенной критической солености условия существования для большинства пресноводных видов становятся дискомфортными, но благоприятными для солоноватоводных организмов (Хлебович [Khlebovich] 1974). Благодаря естественным механизмам переноса водных животных и их покоящихся стадий – ветер, птицы, летающие насекомые (Caceres and Soluk 2002; Figuerola et al. 2003; Хоменко и Шадрин [Khomenko and Shadrin] 2009) – в озеро стали попадать новые виды. Так, в озеро были занесены маргинальные морские виды и виды соленых озер – фораминиферы, микроводоросли, *A. salinus, M. salina* и др. Между 1907 и 1927 гг. также естественным путем в озеро попал двустворчатый моллюск *C. glaucum* (Gardner 1932; Kowalke 2005). Изменения солености, дестабилизируя экосистему, «открывали» ворота вселенцам. Вселялись морские и солоноватоводные виды, которые вытесняли пресноводные, находившиеся и так в угнетенном состоянии. На этом этапе изменения солености были, вероятно, основной движущей силой биотических изменений в озере, в котором к концу этапа сформировалось сообщество, где основную роль играли маргинальные морские и солоноватоводные виды. Однако и пресноводные галотолерантные виды в то время продолжали существовать. Такая ситуация сейчас наблюдается в фитопланктоне (Fathi and Flower 2005). Это был первый этап современной трансформации сообщества озера, где инвазии новых видов осуществлялись природными векторами, а их успешность определялась дестабилизацией сообщества. Этап закончился к 1928 г.

Второй этап (с 1928 г. по 1950–1970 гг.)

В 1907 г. в озере встречали 14 видов пресноводных рыб, которые, как писали (Cunnington and Boulenger 1907), присутствовали в «поражающей численности». Рыболовство играло важную роль в жизни местного населения. Из-за роста солености отдельные виды рыб стали исчезать в озере, к 1920 г. остались только 2 вида рыб – один вид рода *Tilapia* и *Anguilla* (Faouzi 1936). Вылов рыбы упал с 4 тыс. т в 1920 г. до 1–2 тыс. т в 1922 г., повлияв на уровень жизни местного населения на берегах озера (Faouzi 1936). Чтобы улучшить ситуацию, было решено вселить морских рыб и ракообразных. Рыбы *Mugil cephalus* Linnaeus, 1758, *Liza ramada* (Risso, 1827), *L. saliens* (Risso, 1810), *L. aurata* (Risso, 1810), *Atherina boyeri* Risso, 1810, *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758), *Solea aegyptiaca* Chabanaud, 1927 и ряд видов креветок *Metapenaeus stebbingi* Nobili, 1904, *Palaemon elegans* Rathke, 1837 и *Penaeus semisulcatus* De Haan, 1844 были впервые вселены в озеро в 1928 г. (Mageed 2005; El-Shabrawy and Dumont 2009). Многие вселенные виды стали успешно размножаться, но это не относится к видам *M. cephalus*, *L. ramada* и *L. aurata*, поэтому их мальки ежегодно транспортируются из моря в озеро, начиная с 1928 г.: около 2 млн. мальков ежегодно выпускали в 1928–1963 гг. (El-Zarka and Kamel 1965), 55 млн. – в 1971–1978 гг. и более 100 млн. в последующие годы (El-Shabrawy and Dumont 2009). В 1928 г. начался второй этап трансформации биоты в озере, когда массовое направленное и случайное вселение морских гидробионтов людьми стало основной причиной преобразования видовой структуры сообщества озера. Так появились и продолжают постоянно появляться новые морские виды планктона, бентоса, нектона. Исчезновение в этот период видов, бывших до этого массовыми, нельзя объяснить ростом солености, т.к. большинство исчезнувших на этом этапе видов характеризуются высокой галотолерантностью. Выше уже отмечали высокую галотолерантность *M. salina* и *A. salinus*, которые полностью исчезли в озере, причиной чего стали, как и в других водоемах, вселившиеся морские организмы. Например, вселение балтийской салаки в Арал привело к исчезновению *A. salinus* и *M. salina*, дальнейший рост солености примерно до 50–55 г/л привел к исчезновению салаки и возврату в планктон этих видов (Аладин и Плотников [Aladin and Plotnikov] 2008). *Moina salina* была массовым видом в Бакальском озере (Крым) при солености 80–90 г/л, но исчезла в нем при уменьшении солености до 30–40 г/л после массового развития морской копеподы *Acartia* (*Acanthacartia*) *tonsa* Dana, 1849 и других морских организмов (Загородняя и др. [Zagorodnyaya et al.] 2008; Shadrin and Anufriieva 2013). К 1960–1970 гг. в оз. Карун, на наш взгляд, сформировалось довольно устойчивое сообщество в основном морских организмов. Фитопланктон – исключе-

ние, но за указанный период видовая структура фитопланктона также существенно изменилась. Хотя массово присутствуют морские и солоноватоводные виды, но продолжают доминировать пресноводные галотолерантные виды (Fathi and Flower 2005). Это можно объяснить, вероятно, тем, что антропогенная интродукция промысловых видов не увеличила возможность заноса новых видов микроводорослей в озеро. Природные механизмы их распространения через аэропланктон, вероятно, столь же эффективны, как и антропогенные.

Третий этап (с 1950–1970 гг. по 2014 г.)

После 1950–1970 гг. изменения продолжались, но ведущую роль, по мнению авторов, в изменениях структуры сообщества стала играть возрастающая эвтрофикация озера и связанные с ней явления (вспышки «цветения» микроводорослей, заморы). Конечно, занос разных морских организмов продолжался, но эвтрофикация стала определять и то, какие морские виды могли иметь успех в озере. Эвтрофикация озера, вероятно, подготовила и возможность внедрения в его экосистему гребневика *M. leidyi*. Ранее было высказано предположение, что эвтрофикация и дестабилизация экосистемы Черного моря способствовали успешному вселению этого вида в море с катастрофическими последствиями для экосистемы и рыболовства (Gomoiu et al. 2002). Регулярные «цветения» фитопланктона и заморы стали существенно определять видовую структуру сообщества и размерную структуру популяций. Загрязнение и эвтрофикация озера также ведут к росту вспышек инфекций, падению иммунитета, увеличению смертности и уменьшению интенсивности размножения гидробионтов (Mansour and Sidky 2003; Authman and Abbas 2007). Следует отметить, что на этом этапе менялся не только список видов, но и пропорции между численностями видов и размерная структура популяций. В 2000 г. масштаб биотических изменений (по крайней мере, бентоса) увеличился, хотя соленость в этот период направленно не изменялась. Это свидетельствует лишь о том, что не колебания солености были причиной изменений.

ЧТО ДАЛЬШЕ?

Учитывая деятельность компании EMISAL, трудно ожидать, что соленость в XXI веке поднимется выше 40 г/л, если сохранится современная тенденция потепления. Даже если соленость в озере достигнет 50–60 г/л, то вряд ли это вызовет существенные изменения видовой структуры животных сообществ планктона и бентоса. Все основные виды бентосных животных в озере характеризуются высокой галотолерантностью: *C. glaucum* может существовать до солености 70–80 г/л, *H. diversicolor* – 60–65 г/л, *Gammarus aequicauda* (Martynov, 1931) – 100 г/л, *Sphaeroma serratum* (Fabricius, 1787) – 85 г/л, наиболее массовая в мейобентосе остракода *Cyprideis torosa* (Jones, 1850) – 150 г/л и т.д. (Neale 1988; Kowalke 2005; Аладин и Плотников [Aladin and Plotnikov] 2008; Ануфриева [Anufriieva] 2014; Шадрин [Shadrin] 2014). Представители зоопланктона также обладают высокой галотолерантностью, но при повышении солености до 50–60 г/л практически исчезнут рыбы, что может создать возможность возврата в планктон *A. salinus* и *M. salina*. В ближайшие десятилетия изменения солености не будут причиной, определяющей формирование структуры сообщества в озере.

Учитывая результаты вселения гребневика *M. leidyi* в другие водоемы (Shiganova et al. 2001; Gomoiu et al. 2002), можно предположить, что в ближайшие десятилетия биотические изменения в озере будут в значительной степени определяться динамикой численности его популяции. Вероятно, не менее важную роль будут играть эвтрофирование и загрязнение тяжелыми металлами, пестицидами и т.д. Не следует также недооценивать роль различных природных ритмов, которые все еще плохо изучены и поняты. Беря во внимание все это, мы вынуждены констатировать, что неспособны сделать корректный прогноз возможных изменений экосистемы озера. Шансы на такой прогноз уменьшаются и в результате усиливающейся нестабильности глобальной климатической системы (McElroy and Baker 2012). Это не значит, что нет необходимости уделять внимание проблеме оз. Карун. Необходима разработка действенных мер, в частности, по регуляции в озере концентрации биогенных элементов и загрязняющих веществ. Разумное использование искусственных ри-

фов может быть одним из инструментов этого (Canfield et al. 2000).

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при частичной поддержке Otto Kinne Foundation (Е.В. Ануфриевой). Авторы выражают искреннюю благодарность рецензентам за прочтение рукописи и высказанные замечания.

ЛИТЕРАТУРА

Abbaspour M., Javid A.H., Mirbagheri S.A., Ahmadi F.G. and Moghimi P. 2012. Investigation of lake drying attributed to climate change. *International Journal of Environmental Science and Technology,* **9**(2): 257–266.

Abd Ellah R.G. 2009. Outlook on past, present and future status of water salinity in Lake Qarun, Egypt. *World Journal of Fish and Marine Sciences,* **1**(1): 51–55.

Abdel-Malek S.A. and Ishak M.M. 1980. Some ecological aspects of Lake Qarun, Fayum, Egypt. Part II: production of plankton and benthic organisms. *Hydrobiologia,* **75**(3): 201–208.

Abdel-Satar A.M., Goher M.E. and Sayed M.F. 2010. Recent Environmental changes in water and sediment quality of Lake Qarun, Egypt. *Journal of Fisheries and Aquatic Science,* **5**(2): 56–69.

Abou El-Geit E.N., Saad T.T., Abdo M.H. and Mona S.Z. 2013. Microbial infections among some fishes and crustacean species during blooming phenomenon in Qarun Lake-Egypt. *Life Science Journal,* **10**(2): 1217–1224.

Abu-Zied R.H., Keatings K., Flower R.J. and Leng M.J. 2011. Benthic foraminifera and their stable isotope composition in sediment cores from Lake Qarun, Egypt: changes in water salinity during the past ~500 years. *Journal of Paleolimnology,* **45**: 167–182.

Ahmed N. K. 1994. Ecological studies on zooplankton in Lake Qarun, Fayum Egypt. MS thesis. Cairo University, Cairo, 167 p.

Aladin N.V. and Plotnikov I.S. 2008. Modern fauna of residual water bodies formed on the place of the former Aral Sea. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **312**(1/2): 145–154. [In Russian].

Amarouayache M., Derbal F. and Kara M.H. 2012. Note on the carcinological fauna associated with *Artemia salina* (Branchiopoda, Anostraca) from Sebkha Ez-Zemoul (northeast Algeria). *Crustaceana,* **85**(2): 129–137.

Anneville O., Molinero J.C., Souissi S., Balvay G. and Gerdeaux D. 2007. Long-term changes in the copepod community of Lake Geneva. *Journal of Plankton Research,* **29**(Suppl. 1): i49–i59.

Anufriieva E.V. 2014. Crustaceans in Crimean hypersaline waters: fauna, ecology, distribution. Abstract of the PhD thesis in Biological Science. A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Sevastopol, 23 p. [In Russian].

Anufriieva E.V. and Shadrin N.V. 2014. Factors determining the average body size of geographically separated *Arctodiaptomus salinus* (Daday, 1885) populations. *Zoological Research,* **35**(2): 132–141.

Authman M.M.N. and Abbas H.H.H. 2007. Accumulation and distribution of copper and zinc in both water and some vital tissues of two fish species (*Tilapia zillii* and *Mugil cephalus*) of Lake Qarun, Fayoum province, Egypt. *Pakistan Journal of Biological Sciences,* **10**(13): 2106–2122.

Baioumy H.M., Kayanne H. and Tada R. 2010. Reconstruction of lake-level and climate changes in Lake Qarun, Egypt, during the last 7000 years. *Journal of Great Lakes Research,* **36**(2): 318–327.

Ball J. 1939. Contribution to the geography of Egypt. Government press, Cairo, 308 p.

Brown R.H. 1892. The Fayum and Lake Moeris. Edward Stanford, London, 110 p.

Caceres C.E. and Soluk D.A. 2002. Blowing in the wind: a field test of overland dispersal and colonization by aquatic invertebrates. *Oecologia,* **131**(3): 402–408.

Canfield Jr. D.E., Bachmann R.W. and Hoyer M.V. 2000. A management alternative for Lake Apopka. *Lake and Reservoir Management,* **16**(3): 205–221.

Cunnington W.A. and Boulenger C.L. 1907. Biological expedition to the Birket et Qurun. *Nature,* **76**: 316.

Darwin C.R. 1991. *The origin of species by means of natural selection: or, the preservation of favoured races in the struggle for life. Nauka, Saint Petersburg,* 539 p. [In Russian].

El-Shabrawy G.M. 2001. Ecological studies on Rotifera in Lake Qarun, El-Fayoum, Egypt. *Journal of the Egyptian Academic Society for Environment Development, (B. Aquaculture)*, **2**: 1–18.

El-Shabrawy G.M. and Belmonte G. 2004. Abundance and affirmation of *Paracartia latisetosa* (Copepoda, Calanoida) in the inland Lake Qarun (Egypt). *Thalassia Salentina,* **27**: 151–160.

El-Shabrawy G.M. and Dumont H.J. 2009. The Fayum Depression and its Lakes. In: H.J. Dumont (Ed.). The Nile. Monographiae Biologicae. Springer, Dordrecht: 95–124.

El-Shabrawy G.M., Anufriieva E.V., Germoush M.O., Goher M.E. and Shadrin N.V. 2015. Does salinity change determine zooplankton variability in the saline Qarun Lake (Egypt)? *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, **33**(6), 1368–1377.

El-Zarka S. and Kamel F. 1965. Mullet fry transplantation and its contribution to the fisheries of inland brackish lake in the United Arab Republic. *Proceedings of the General Fisheries Council of the Mediterranean,* **8**: 209–226.

EMISAL (Egyptian Company of Salts and Minerals). 1996. Qarun Lake, a base for an advanced chemical industry complex, investment opportunities based on salt extraction from Lake Qarun and the integrated industries based on it. Egyptian Salts and Minerals Co. Ltd., London, 28 p.

Faouzi H. 1936. Successful stocking of Lake Qarun with mullets. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie,* **33**(4): 434–439.

Fathi A.A. and Flower R.J. 2005. Water quality and phytoplankton communities in Lake Qarun (Egypt). *Aquatic Sciences,* **67**(3), 350–362.

Figuerola J., Green A.J. and Santamaria L. 2003. Passive internal transport of aquatic organisms by waterfowl in Donana, south-west Spain. *Global Ecology and Biogeography,* **12**(5): 427–436.

Flower R.J., Stickley C., Rose N.L., Peglar S., Fathi A.A. and Appleby P.G. 2006. Environmental changes at the desert margin: an assessment of recent paleolimnological records in Lake Qarun, Middle Egypt. *Journal of Paleolimnology,* **35**(1): 1–24.

Gardner E.W. 1932. Some lacustrine mollusca from the Faiyum depression: a study in variation. *Memoires de l'Institut d'Egypte,* **18**: 1–123.

Gomoiu M.T., Alexandrov B., Shadrin N. and Zaitsev Y. 2002. The Black Sea – a recipient, donor and transit area for alien species. In: E. Leppakoski, S. Gollasch and S. Olenin (Eds). Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: 341–350.

Ishak M.M. and Abdel-Malek S.A. 1980. Some ecological aspects of Lake Qarun, Fayoum, Egypt. Part I. Physicochemical environment. *Hydrobiologia,* **74**(2): 173–178.

Jenny J-P., Francus P., Normandeau A., Lapointe F., Perga M-E., Ojala A.E.K., Schimmelmann A., Zolitschka B. 2015. Global spread of hypoxia in freshwater ecosystems during three centuries is caused by rising local human pressure. *Global Change Biology,* **22**(4):1481–1489.

Jeppesen E., Kronvang B., Olesen J.E., Audet J., Søndergaard M., Hoffmann C.C., Andersen H.E., Lauridsen T.L., Liboriussen L., Larsen S.E., Beklioglu M., Meerhoff M., Ozen A. and Ozkan K. 2011. Climate change effects on nitrogen loading from cultivated catchments in Europe: implications for nitrogen retention, ecological state of lakes and adaptation. *Hydrobiologia,* **663**(1): 1–21.

Khalifa N. and El-Shabrawy G.M. 2007. Abundance and diversity of zooplankton in Lake Qarun, Egypt. *The Journal of Egyptian Academic Society for Environmental Development,* **8**: 17–25.

Khlebovich V.V. 1974. Critical salinity of biological processes. Nauka, Leningrad, 235 p. [In Russian].

Khlebovich V.V. 2015. Presumption of the marine beginning in the animal physiology and ecology. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences,* **319**(4): 536–544. [In Russian].

Khomenko S.V. and Shadrin N.V. 2009. Iranian endemic *Artemia urmiana* in hypersaline Lake Koyashskoe (Crimea, Ukraine): a preliminary discussion of introduction by birds. *Branta. Transaction of Azov-Black Sea Ornithological Station,* **12**: 81–91. [In Russian].

Kowalke T. 2005. Mollusca in marginal marine and inland saline aquatic ecosystems examples of Cretaceous to extant evolutionary dynamics. *Zitteliana,* **A45**: 35–63.

Mageed A.A. 2005. Effect of some environmental factors on the biodiversity of holozooplankton community in lake Qarun, Egypt. *Egyptian Journal of Aquatic Research,* **31**: 230–250.

Mansour S.A. and Sidky M.M. 2003. Ecotoxicological Studies. 6. The first comparative study between Lake Qarun and Wadi El-Rayan wetland (Egypt), with respect to contamination of their major components. *Food Chemistry,* **82**(2): 181–189.

McElroy M. and Baker D.J. 2012. Climate extremes: Recent trends with implications for national security. Harvard University Center for the Environment. http://environment.harvard.edu/sites/default/files/clim ate_extremes_report_2012-12-04.pdf

Meshal A.H. and Morcos S.A. 1984. Evaporation from Lake Qarun and its water budget. *ICEC Journal of Marine Science,* **41**(2): 140–144.

Mehringer Jr.P.J., Petersen K.L. and Hassan F.A. 1979. A pollen record from Birket Qarun and the recent history of the Fayum, Egypt. *Quaternary Research,* **11**(2): 238–256.

Naguib M. 1958. Studies on the ecology of Lake Qarun (Fayum, Egypt). Part I. *Kieler Meeresforschungen,* **14**: 187–222.

Naguib M. 1961. Studies on the ecology of Lake Qarun (Fayum, Egypt). Part II. *Kieler Meeresforschungen,* **17**: 94–131.

Neale J.W. 1988. Ostracods and palaeosalinity reconstruction. In: P. De Deckker, J.P. Colin and J.P. Peypouquet (Eds.). Ostracoda in earth sciences. Elsevier, Amsterdam: 125–155.

Nicoll K. 2004. Recent environmental change and prehistoric human activity in Egypt and Northern Sudan. *Quaternary Science Reviews,* **23**(5): 561–580.

O'Reilly C.M., Alin S.R., Plisnier P.-D., Cohen A.S. and McKee B.A. 2003. Climate change decreases aquatic ecosystem productivity of Lake Tanganyika, Africa. *Nature,* **424**: 766–768.

Sabae S.Z. and Ali M.H. 2004. Distribution of nitrogen cycle bacteria in relation to physicochemical conditions of a closed saline lake (Lake Qarun, Egypt). *Journal of the Egyptian Academic Society for Environment Development (D. Environmental studies),* **5**: 145–167.

Shadrin N.V. 2014. Mollusks in the changing Black Sea ecosystem. In: G.E. Shulman and A.A. Soldatov (Eds.).

Black sea mollusks: elements of comparative and environmental biochemistry. EKOSI-Gidrofisika, Sevastopol: 9–21. [In Russian].

Shadrin N.V. and Anufriieva E.V. 2013. Climate change impact on the marine lakes and their Crustaceans: The case of marine hypersaline Lake Bakalskoye (Ukraine). *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences,* **13**: 603–611.

Shadrin N.V., El-Shabrawy G.M., Anufriieva E.V., Goher M.E. and Ragab E. 2016. Long-term changes of physicochemical parameters and benthos in Lake Qarun (Egypt): Can we make a correct forecast of ecosystem future? *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, **417**: 18. http://dx.doi.org/10.1051/kmae/2016005

Shafei A. 1960. Lake Moeris and Lahun Mi-wer and Rohun: the great Nile control project executed by the ancient Egyptians. *Bulletin Society Geography d'Egypte,* **33**: 187–215.

Shiganova T., Mirzoyan Z., Studenikina E., Volovik S., Siokou-Frangou I., Zervoudaki S., Christou E., Skirta A. and Dumont H. 2001. Population development of the invader ctenophore *Mnemiopsis leidyi*, in the Black Sea and in other seas of the Mediterranean basin. *Marine Biology*, **139**(3): 431–445.

Smol J.P., Wolfe A.P. and Birks H.J.B. 2005. Climate-driven regime shifts in the biological communities of arctic lakes. *Proceedings of the National Academy of Sciences,* **102**: 4397–4402.

Smith E.A. 1908. On the mollusca of Birket el Quarun, Egypt. *Proceedings of the Malacological Society,* **8**: 9–11.

Soliman G.F. 1991. Observations on some physical conditions of Lake Qarun. In: M. El-Raey (Ed.). Regional Symposium of Environmental Studies (UNARC). University of Alexandria, Alexandria: 588–601.

Wimpenny R.S. and Titterington E. 1936. The tow net plankton of Lake Qarun, Egypt. *Notes and Memoirs,* **14:** 57.

Zagorodnyaya Yu.A., Batogova E.A. and Shadrin N.V. 2008. Long-term transformation of zooplankton in the hypersaline lake Bakalskoe (Crimea) under salinity fluctuations. *Morskyji Ekologichnyji Zhurnal,* **7**(4): 41–50. [In Russian].

Представлена 13 января 2016; принята 28 июня 2016.